

**BAU DER BLÜTEN UND KÖPFCHEN VON MOSCHARIA UND  
VERWANDTEN GATTUNGEN DER COMPOSITAE--MUTISIEAE**

**VON**

**F. HELLWIG**

1. EINLEITUNG

Bei den Compositae können auch die Köpfchen zu köpfchenartigen Bildungen höherer Ordnung (Syn- oder Pseudocephalien) zusammentreten. Dies ist bei den Mutisieae für die Gattungen *Polyachyrus*, *Nassauvia*, *Triptilion* und *Calopappus* seit langem bekannt.

Vor wenigen Jahren interpretierte CRISCI (1974 a, 1980) auch die Köpfchen von *Moscharia*, die bisher als einfach gegolten hatten, als Pseudocephalien. Zu dieser Auffassung kam er durch einen Vergleich mit den Verhältnissen in der Gattung *Polyachyrus*. Zweifel an dieser Deutung äußerten BURTT (1977) und GRAU (mündl.). Zur Klärung erschien es notwendig, nicht nur *Polyachyrus*-Arten mit *Moscharia* zu vergleichen, sondern auch Arten von *Leucheria*, einer Gattung, die *Moscharia* in vieler Hinsicht ähnlich ist, aber unbestritten einfache Köpfchen besitzt. Die genaue Untersuchung von vier Arten aus diesen drei Gattungen sollte zu einer Aufklärung der Infloreszenzverhältnisse führen.

Zum anderen sollten durch Beobachtung und Beschreibung der Verhältnisse im Blüten- und Köpfchenbereich Informationen gewonnen werden, mit denen einige Lücken in der Kenntnis dieser Compositen und ihrer morphologischen Charakterisierung zumindest verkleinert werden könnten.

## Danksagungen

An erster Stelle danke ich Herrn Prof. Dr. G. Wagenitz für die Betreuung der Arbeit und für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes. Frau Dr. U. Hofmann bin ich für viele Anregungen im methodischen und technischen Bereich sehr dankbar. Mein Dank gebührt in besonderer Weise auch Herrn Prof. Dr. J. Grau, der das Pflanzenmaterial zur Verfügung stellte und mir beim Abfassen dieses Manuskriptes mit Rat und Tat zu Seite stand. Ferner danke ich den Mitarbeitern des systematisch-geobotanischen Instituts der Georg-August-Universität Göttingen, des Göttinger Neuen Botanischen Gartens und des Instituts für Systematische Botanik der Ludwig-Maximilians-Universität München für ihre Hilfe.

## 2. MATERIAL UND METHODEN

Folgende Arten wurden kultiviert und untersucht:

*Leucheria senecioides* Hooker & Arnott, IV. Region, Prov. de Choapa, Puente Huentelauquen, Chile (Grau Nr. 2016);

*Leucheria senecioides* Hooker & Arnott, VII. Region, Prov. de Talca, Putú, Chile (Grau Nr. 2356);

*Moscharia pinnatifida* Ruiz & Pavón, V. Region, Prov. de Quillota, Cuesta La Dormida, Chile (Grau Nr. 2419);

*Moscharia solbrigii* Crisci, IV. Region, Prov. de Coquimbo, Fray Jorge, Chile (Grau Nr. 2563);

*Polyachyrus annuus* Johnston, III. Region, Prov. de Copiapó, Küste nördl. Caldera, Chile (Grau Nr. 2087).

Die untersuchten Exemplare von *Polyachyrus annuus* entsprechen nicht völlig der Beschreibung der Art durch JOHNSTON (1929), da sie nicht ein bis zwei, sondern regelmäßig vier Blüten pro Köpfchen besitzen. Die Art scheint jedoch hinsichtlich der Blütenzahl im Köpfchen variabel zu sein; der Isotyp, WERDERMANN 758 (M), besitzt drei Blüten im Einzelköpfchen, so daß das hier untersuchte Material als *Polyachyrus annuus* bezeichnet werden kann.

Die Untersuchungen wurden im Rahmen einer Diplomarbeit am Lehrstuhl für Pflanzensystematik der Georg-August-Universität zu Göttingen durchgeführt.

Die Fixierung der Köpfchen erfolgte zum Teil in Aethanol 70%, zum Teil in FAA. Für die histologischen Untersuchungen

dienten entwässerte und in Paraplast eingebettete Köpfchen verschiedenen Alters. Die Schnittdicke der mit dem Mikrotom angefertigten und mit Safranin/Astrablau gefärbten Serienschnitte betrug 10 µm. Nach Aufhellung mit CLP (Chloralhydrat-Lactat-Phenol, 90%, 1:3:1 Gewichtsanteile) konnte die Nervatur der Köpfchen untersucht werden. Die Zeichnungen wurden zum größten Teil mit einem Zeichengerät angefertigt.

In den Zeichnungen stellt der einfache durchgezogene Strich die Länge von 1 mm dar, der Doppelstrich gibt die Länge von 0,1 mm an.

### 3. MORPHOLOGIE DER BLÜTEN

#### 3.1 Der Pappus

Bei allen untersuchten Arten ist der Pappus einreihig und weiß. Die Unterschiede in der Zahl und Ausbildung der Pappusglieder sind in der folgenden Übersicht zusammengestellt.

	<i>Polyachyrus annuus</i>	<i>Leucheria senecioides</i>	<i>Moschardia pinnatifida</i>	<i>Moschardia solbrigii</i>
Länge	ca. 4 mm	ca. 4 mm	ca. 0,5 mm	ca. 0,6 mm
Verwachsung	an der Basis ringförmig verbunden Borsten unterschiedlich hoch verwachsen	an der Basis ringförmig verbunden Borsten nicht über die Basis hinaus verwachsen	an der Basis ringförmig verbunden Schuppen nur basal verwachsen	an der Basis <u>nicht</u> verbunden Borsten nicht verwachsen
Ausbildung der Pappusglieder	rauhe Borsten, schuppig verbreitert	rauhe Borsten, basal schuppig verbreitert	federige Schuppen	rauhe Borsten, nicht verbreitert
Verhalten an der reifen Achäne	Pappus läßt sich leicht als Ganzes ablösen	Pappus läßt sich nicht leicht ablösen	Pappus läßt sich nicht leicht ablösen	Borsten fallen leicht einzeln ab

	<i>Polyachyrus annuus</i>	<i>Leucheria senecioides</i>	<i>Moscharia pinnatifida</i>	<i>Moscharia solbrigii</i>
Differenzierung des Pappus im Köpfchen	nur innere Blüten mit Pappus	äußere Blüten mit reduziertem Pappus	innere Blüten mit reduziertem Pappus	alle Blüten mit Pappus oder innere mit reduziertem Pappus

### 3.2 Die Krone

#### 3.2.1 Form und Oberfläche

Die Arten der Subtribus Nassauviinae haben fast durchgehend zweilippige Kronen (CABRERA 1977). Auch die hier untersuchten Arten besitzen eine zweilippige Krone nach dem Schema 2 + 3, doch sind bei *Polyachyrus annuus* die beiden Oberlippenzipfel nicht weit von der Stelle getrennt, an welche der röhrlige Kronenabschnitt endet, so daß man auch von einer Konfiguration (1+1)+3 sprechen könnte. Innerhalb des Köpfchens variieren die Kronen sowohl in der Größe als auch in ihrer Form und Nervatur.

1. Bei *Moscharia* und besonders bei *Leucheria* nimmt die Länge der Unterlippe von der Köpfchenperipherie zu seiner Mitte hin ab.
2. Die äußeren Blüten der untersuchten *Leucheria*-Art sind in ihrem röhrligen Teil gekrümmt. Die inneren zeigen diese Krümmung nur schwach oder gar nicht. Bei *Moscharia* und *Polyachyrus annuus* ist eine solche Differenzierung nicht festzustellen, die Blüten sind nicht gekrümmt.
3. Bei allen untersuchten Arten fällt als häufigste Abweichung vom Mutisieae-Typ der Nervatur (KOCH 1930) der Ast der Lateralbündel weg, der in die Oberlippe führt. Mit Lateralbündel sind diejenigen Bündel bezeichnet, deren einer Ast in die Ober-, der andere in die Unterlippe eintritt. Auch die Zahl der Bündel und der Grad ihrer Verschmelzung in den Kronzipfel kann variieren.

Allen untersuchten Arten ist das Auftreten von Spaltöffnungen in der äußeren Epidermis der Krone entlang der Nerven gemeinsam. Bei *Moscharia* sind es nur wenige, bei *Polyachyrus annuus* und der *Leucheria*-Art treten sie in größerer Zahl auf (Abb. 2 a). Die Kronen von *Polyachyrus annuus* und *Leucheria senecioides* sind fast unbehaart. Lediglich im oberen Teil

der Kronröhre gibt es einige mehrzellige, einzellreihige Haare (Abb. 2 b, c).

Bei *Moscharia solbrigii* ist der größte Teil des lippigen Kronenabschnitts mit Drüsenhaaren besetzt. An der Spitze stehen wenige mehrzellige, einzellreihige Deckhaare in der äußeren Epidermis, die bei *Moscharia pinnatifida* noch häufiger auftreten (Abb. 2 d). Auf der inneren Epidermis der Krone von *Polyachyrus annuus* befinden sich Papillen in Feldern über den Austrittsstellen der Filamente (Abb. 3 a - c). Wo die Ränder der Kronzipfel in der Knospe zusammenliegen, sind sie mit Zahnpapillen verhakt (Abb. 3 d). *Moscharia* und die untersuchte *Leucheria*-Art besitzen keine Papillfelder über den Filamentabgangsstellen, nur an den Kronzipfelspitzen und am Grund der Einschnitte zwischen den Lippen sind papillenartig geformte Zellen (Abb. 3 e, f).

### 3.2.2 Anatomie der Krone

Bei den vorliegenden Pflanzen ist das Gewebe der Krone in der Röhre anders als im lippigen Abschnitt ausgebildet. Bei allen fünf Arten ist der röhriige Abschnitt der Krone sehr ähnlich gebaut. Unter der relativ dicken äußeren Epidermis liegt ein lockeres Schwammparenchym mit ein bis drei Zellschichten. Der Flächenanteil der zahlreichen Interzellularen im Querschnitt ist kleiner als der Anteil der Zellanschnitte (Abb. 4 a). Zellwandverdickungen zeigen sich außen bei *Leucheria senecioides* sowie bei *Polyachyrus annuus*. Das Gewebe des röhriigen Abschnitts erstreckt sich vom Grund der Krone bis zu einer Linie, die die Einschnitte zwischen den Lippen verbindet. Bei *Polyachyrus annuus* zeigt die Epidermis im lippigen Abschnitt charakteristische Papillen mit Wandverdickungen, die im Querschnitt wie Hütchen aussehen. Die Papille erstreckt sich über die ganze Zelle (Abb. 4 b - e). Im lippigen Abschnitt der Krone liegt ein Schwammparenchym, das bei allen untersuchten Pflanzen ähnlich ausgebildet ist.

Das Blockbild zeigt leicht schematisiert den Aufbau der Krone in diesem Abschnitt (Abb. 4 f). Lange Zellen stehen übereinander und sind untereinander und mit den Epidermen durch Arme verbunden. Die Interzellularen nehmen im Querschnitt eine größere Fläche ein als die Zellanschnitte. Bei den untersuchten Arten von *Polyachyrus*, *Leucheria* und *Moscharia* ist dieses Schwammparenchym in der Unterlippe vier bis sechs Zellschichten dick, die Oberlippe zeigt einen stark vereinfachten Bau. Das Schwammparenchym hat hier zwei bis vier Schichten. Die dachförmigen Papillen befinden sich nur innen. Allerdings wird die morphologische

Innenseite der Krone bei der Anthese nach außen gebogen, die äußere Epidermis liegt dann auf der Lippenunterseite.

### 3.3. Die Staubblätter

Der Anteil des fertilen Abschnitts an der Länge der Anthere beträgt bei *Polyachyrus annuus* und *Leucheria senecioides* nur ein Drittel der Länge der gesamten Anthere; bei den beiden *Moscharia*-Arten macht dieser Anteil ein Drittel bis die Hälfte der Antherenlänge aus. Charakteristisch für alle untersuchten Arten sind außerdem die über das untere Ende des Konnektivs hinaus verlängerten Pollensäcke (Abb. 5 a - d). Die Zygomorphie der Lippenblüte erstreckt sich bei den einzelnen Arten in verschiedenem Maße auch auf die Antheren. Während die *Leucheria*-Art stark und die *Moscharia*-Arten schwächer gekrümmte Antherenröhren aufweisen, ist die Antherenröhre bei *Polyachyrus annuus* nicht gekrümmt (Abb. 5 e). Diese Krümmung bezeichnet CASSINI (1825) als allgemeines Merkmal für die Nassauviinae.

Die meisten Compositen haben ein spangenförmiges Antheropodium, bei den untersuchten Arten ist es jedoch dick spindelförmig. Das Spiralgefäß liegt ziemlich zentral (Abb. 6).

Vor und während der Anthese kommt es in den Staubblättern zu Veränderungen. Die apikalen Anhängsel und die Pollensäcke erreichen schon früh ihre endgültige Länge. Bei der Anthese streckt sich vor allem die Kronröhre stark in den Bereich, in dem die Filamente mit ihr verwachsen sind. Die freien Abschnitte der Filamente verkürzen sich nach dem Durchtritt des Griffels wieder (Abb. 7 e). Abb. 7 a - d zeigt des Mechanismus der Verkürzung. Die freien Filamente bleiben gleich lang, doch die Antheropodien fallen zusammen und knicken nach innen um. Dadurch wird die Antherenröhre nach unten gezogen. Dies bestätigt die Beobachtung HOFFMANNs (1897) über den "Schrumpfkörper". Den beschriebenen Mechanismus gibt es bei *Moscharia* und *Leucheria*, nicht jedoch bei *Polyachyrus annuus*. Hier strecken sich die freien Filamente bis auf ihre doppelte Länge. Das Antheropodium fällt bereits vor der Anthese zusammen, hat also nicht die oben beschriebene Funktion.

### 3.4. Griffel und Nektarium

Die Griffeläste sind relativ lang, abgeflacht, an der Spitze mit einem Büschel von Fegehaaren versehen. Sie sind außen nicht behaart und zeigen dort auch keine Papillen. Die Narbenpapillen bedecken die gesamte Innenfläche der Griffeläste (Abb. 8 a). Sie weisen bei allen untersuchten Arten Wandverdickungen auf und sind dadurch am distalen Ende bis zu 1/3 der Gesamtlänge massiv (Abb. 8 f). Der Griffel ist deutlich längsgerippt, das Gewebe ist reich an Interzellularen (Abb. 8 e). Der Griffelgrund schwillt im Laufe der Entwicklung zwiebel förmig an und verschließt so die Basis der Kronröhre oberhalb des Nektariums (Abb. 8 d). Innerhalb des Köpfchens sind die Griffel bei *Leucheria senecioides* und *Polyachyrus* alle etwa gleich gestaltet. Die Länge der Narben nimmt von außen nach innen in geringem Maße ab. Bei *Moscharia pinnatifida* haben die Griffel der Randblüten lange, die inneren Blüten kurze Narbenäste (Abb. 8 a - c). Die inneren Blüten sind funktionell männlich. Der Längensunterschied in den Griffelästen ist bei *Moscharia solbrigii* nicht so groß wie bei der anderen Art. Das Androeceum bleibt von diesen Differenzierungen unberührt. In der Blütenentwicklung befindet sich der Griffel mit seiner Fegehaarregion schon oberhalb der Pollensäcke, wenn diese sich noch gar nicht geöffnet haben. Obwohl die Streckung der Kronröhre die Antheren hochhebt und danach die Pollensäcke zum Teil über den Fegehaaren stehen, ist der Pollenpräsentationsmechanismus nicht sehr effizient. Oft findet man viel Pollen am Grunde der Antherenröhre, wenn der Griffel sie schon durchstoßen hat.

Die untersuchten Arten haben alle die für die Compositen typische Nektarienbildung auf dem Ovardach. Der Nektar wird die 12-15 Saftspalten ausgeschieden, die in einem Ring um die Griffelbasis angeordnet sind (Abb. 8 d, g, h).

### 3.5 Die Achäne

Die Epidermis der Fruchtwand ist bei den untersuchten Arten relativ kleinzellig. An der Achänenbasis sind die Epidermiszellen vergrößert und im Alter verholzt. Die Testa-Epidermis weist in allen Fällen den *Leucheria*-Typ auf, d.h. es sind Zellen, die mit ihren welligen Rändern verzahnt sind (GRAU 1980).

### 3.5.1 Moscharia

DE CANDOLLE (1838) beschreibt die Achänen von *Moscharia pinnatifida* so: "Achaenia marginalia obovata dorso gibbosa laevia, disci 5-gona papillosa". Diese Beschreibung gilt für die Achänen der äußeren Blüten. Bei BENTHAM & HOOKER (1873) werden die Achänen von *Moscharia pinnatifida*: "oblongo linearia exteriora paleis induratis arcte inclusa, incurva interiora parva, recta, calva, vacua" genannt. Nur die Achänen der randständigen Blüten sind fertil, die der Scheibenblüten werden abortiert. Die Achänen sind behaart, allerdings weniger dicht als die von *Leucheria* oder *Polyachyrus*. Zudem sind die Zwillingshaare bei *Moscharia solbrigii* extrem kurz, bei *Moscharia pinnatifida* nur wenig länger (Abb. 9 a - d). Die zweizellreihigen, zwischen die Zwillingshaare eingestreuten Drüsenhaare sind oft in ihrem oberen Teil einzellreihig, doch ist ihre Basis immer aus zwei Zellen zusammengesetzt.

### 3.5.2 Leucheria

Die Achänen von *Leucheria senecioides* sind länglich oval, etwa dreimal so lang wie breit. Die randlichen Achänen sind etwas gekrümmt, so daß ihre obere Plattform parallel zu denen der Scheibenblüten steht. Die Achänen sind dicht mit Zwillingshaaren und eingestreuten Drüsenhaaren besetzt (Abb. 9 e, h, i). Diese zweizellreihigen Drüsenhaare kommen nur an den Achänen vor, alle Drüsenhaare auf anderen Organen sind einzellreihig. Die Drüsenhaare lassen sich nur an unreifen Achänen beobachten, an ausgereiften Früchten sind sie nicht mehr zu finden. CRISCI (1976) erwähnt sie in seiner Revision der Gattung nicht.

### 3.5.3 Polyachyrus annuus

Diese Art hat eiförmige, etwas gedrungenerere Achänen als *Leucheria senecioides*. Die äußere Achäne ist kahl, sie trägt keine Haare, die anderen drei Achänen sind dagegen dicht mit Zwillingshaaren besetzt. Drüsenhaare, die auch hier zweizellreihig sind, stehen vereinzelt dazwischen (Abb. 9 f, g). RICARDI & WELDT (1974) halten die inneren Blüten für steril. *Polyachyrus annuus* hat jedenfalls zwei, drei oder sogar vier fertile Achänen.



### 3.6 Verbreitungsbiologie

ZOHARY (1950) beschreibt mehrere Typen der Heterokarpie bei Compositen, die nicht nur durch Variation von Form und Größe der Achäne zustandekommen kann, sondern auch durch Verschiedenheit des Pappus. *Polyachyrus annuus* fällt mit seiner pappuslosen Randblüte und seinen drei mit normalem Pappus ausgestatteten Blüten unter den *Carthamus*-Typ ZOHARYs. *Leucheria* zeigt den *Catananche*-Typ, wie auch die anderen Arten von *Polyachyrus*, wie der Literatur zu entnehmen ist (RICARDI & WELDT 1974). *Moscharia* paßt überhaupt nicht in dieses Schema, denn die Pappusreduktion hat hier in zentripetaler Richtung stattgefunden, während in ZOHARYs Typen die Reduktion immer zentrifugal verläuft. Es ist somit ein neuer Typ der Pappusdifferenzierung in einem Köpfchen zu beschreiben: "Pappus der Randblüten stärker entwickelt als der der Scheibenblüten". Die von BURTT (1977) geschilderte Vermehrung der Pappusborsten der weiblichen Randblüten im Vergleich zu den funktionell männlichen Scheibenblüten in der Gattung *Psychrogeton* ist ein weiteres Beispiel für diesen Typ.

*Leucheria* hat fertile Flugfrüchte, aber am Rand zwischen den trockenen, zurückgeschlagenen Involucralblättern fertile Achänen mit reduziertem Pappus (Abb. 9 j), die offenbar der Nahverbreitung dienen. Die Achänen von *Moscharia* haben nur einen sehr kurzen Pappus. Nur die äußeren acht Achänen sind fertil. Diese bleiben bei der Fruchtreife von einem kahnförmigen Involucralblatt und einem Spreublatt eingehüllt (Abb. 9 k). Bei *Polyachyrus annuus* werden bei der Fruchtreife ebenfalls die Involucralblätter zurückgeschlagen. Die Achänen mit langem Pappus werden vom Wind verweht. Eine Achäne ohne Pappus bleibt im Köpfchen zurück, das als Ganzes abfällt.

## 4. Morphologie des Köpfchens

### 4.1 Aufbau der Köpfchen

4.1.1 Das Köpfchen von *Polyachyrus annuus* trägt fünf Blätter und in der Regel vier Blüten. Eine äußere Blüte ist durch ein Spreublatt von den übrigen getrennt. Die äußeren Blätter können als Tragblätter der Blüten aufgefaßt werden (Abb. 10 e, 11 d). Die Einzelköpfchen sitzen jeweils in den Achseln von Tragblättern auf einer kugel- bis eiförmigen Köpfchenstandsachse (Abb. 10 d, f).

- 4.1.2 Die Köpfchen von *Moscharia pinnatifida* und *Moscharia solbrigii* haben acht Randblüten, die von je einem kahnförmigen Involucralblatt eingehüllt werden, sowie einige innere Blüten mit reduzierten Narben. In der Regel kann man alle Blüten einem Spreu- bzw. Involucralblatt zuordnen. Bei *Moscharia pinnatifida* ist das Köpfchen noch zusätzlich durch fünf basale Hochblätter eingehüllt. Diese tragen keine Blüten und sind als kleine Laubblätter ausgebildet. Bei *Moscharia solbrigii* befinden sich etwas unterhalb des Involucrums nur zwei kleine Blättchen (Abb. 10 a, b; 11 a, b).
- 4.1.3 Im Köpfchen von *Leucheria senecioides* kann allen Spreu- und Involucralblättern eine Blüte zugeordnet werden. Darüber hinaus gibt es im Zentrum des Köpfchens Blüten ohne Spreublätter. Die Zahl der Blüten mit Spreublättern entspricht etwa der Anzahl aller Blüten in einem *Moscharia*-Köpfchen (ca. 20-24). Das *Leucheria*-Köpfchen hat keine sterile Hülle. Zuweilen stehen allerdings wie bei *Moscharia solbrigii* 1-2 Blättchen kurz unterhalb des Involucrums (Abb. 10 c; 11 c).

## 4.2 Die Involucral- und Spreublätter

### 4.2.1 Leucheria

Die Involucralblätter der untersuchten Art sind außen dicht mit einzellreihigen Drüsenhaaren (Abb. 12 e) und langen mehrzelligen Wollhaaren besetzt. Am Saum stehen wimpernartige Haare, die ein- oder mehrzellig sein können. Während die äußeren Involucralblätter (1. Reihe) regelmäßig oval und einspitzig sind, haben die inneren Blätter eine unregelmäßige Form. Oft sind sie mehrspitzig, der Saum ist flügelartig verbreitert (Abb. 12 a - d). Die äußeren acht Involucralblätter umfassen je eine Blüte zur Hälfte. Die Involucralblätter haben auf der Oberseite einen Sklerenchymgürtel, dem sich nach unten (im Querschnitt) im mittleren Teil des Blattes ein kollenchymatisches, ebenfalls verholztes Gewebe anschließt. Der Rest des Mesophylls besteht aus einem lockeren Schwammparenchym. Die obere Epidermis stirbt bei der Sklerotisierung der hypodermalen Schicht ab und ist später kaum noch zu sehen. Die unterseitige Epidermis, die auch die Haare hervorbringt, enthält wie die Drüsenhaare Chloroplasten. In ihr sitzen die zahlreichen Spaltöffnungen.

#### 4.2.2 Polyachyrus

*Polyachyrus annuus* besitzt der Form nach ganz ähnliche Involucralblätter wie *Leucheria senecioides*. Das äußere Involucralblatt hüllt auch hier eine Blüte auf drei Seiten ein. Es ist am stärksten behaart, auch hier nur außen. Der Saum ist ganz kurz bewimpert. Auf der abaxialen Seite befinden sich Woll- und Drüsenhaare, allerdings in weit geringerer Zahl als bei *Leucheria* (Abb. 13 d, e, f). Der Sklerenchymgürtel liegt oberseits und ist recht dick. Die oberseitige Epidermis wird im Laufe der Entwicklung zerstört (Abb. 13 c). Die Zellschicht unter dem Sklerenchymgürtel zeigt ein relativ dunkles, dichtes Plasma mit zahlreichen Kristallen. Die unterseitige Epidermis enthält Chloroplasten. Das äußerste Involucralblatt besitzt eine große dorsale Auftreibung des Schwammparenchyms (Abb. 13 a, b). Diese ist bei den peripheren Köpfchen des Köpfchenstandes am größten; schwach ausgebildet ist sie auch in der zweiten Reihe vorhanden, weiter oben fehlt sie ganz.

#### 4.2.3 Moscharia

Während das Köpfchen von *Moscharia pinnatifida* von fünf Hochblättern umgeben ist (Abb. 14 d), stehen bei *Moscharia solbrigii* nur zwei Blättchen kurz unterhalb des Involucrums. Auf diese Hochblätter folgen bei beiden Arten acht Involucralblätter. Ihre Nervatur entspricht der der Laubblätter. Bei *Moscharia solbrigii* sind diese Involucralblätter zugespitzt, bei *Moscharia pinnatifida* abgestutzt (Abb. 14 a, b, e, f). Sie tragen beide auf der Außenseite Drüsenhaare. *Moscharia solbrigii* hat kopfige Drüsenhaare von zwei Größen (alle einzellreihig). *Moscharia pinnatifida* besitzt nur die kleine Sorte. Beide *Moscharia*-Arten haben auch mehrzellige einfache Haare mit verlängerter Endzelle, *Moscharia pinnatifida* trägt zudem auch noch kurze, dicke walzliche Haare. Auf der oberseitigen Epidermis befinden sich ebenfalls kleine Drüsenhaare. Der Sklerenchymgürtel, der im basalen Teil der Involucralblätter an der Oberseite liegt, löst sich im distalen Teil des Blattes in einzelne Gruppen auf. Wo die Epidermis erhalten bleibt, können auch Haare stehen. Im Bereich des Mittelnervs ist das Blatt kielförmig nach außen verdickt. Dieser Kiel hat eine völlige andere Anatomie als die dorsale Auftreibung bei *Polyachyrus annuus* (Abb. 14 c). Ein beträchtlicher Teil des Mesophylls ist bei den *Moscharia*-Arten verholzt. Der oberseitige und, soweit erhalten, auch die unterseitige Epidermis besitzen wie die Drüsenhaare Chloroplasten. Im Köpfchen der *Moscharia*-Arten befinden sich weitere Blattorgane, die gegenüber den Involucralblättern stark reduziert sind, sie werden als

Spreublätter bezeichnet. Sie sind mehrspitzig oder stark zerschlitzt, meist besitzen sie zwei Leitbündel. Außen tragen sie bei *Moscharia solbrigii* Drüsenhaare, bei *Moscharia pinnatifida* sind alle behaart. Auch die Spreublätter besitzen den oberseitigen Sklerenchymgürtel. Das Schwammparenchym fehlt fast völlig, die Blätter sind so gut wie chlorophyllfrei.

#### 4.3. Das Receptaculum

##### 4.3.1 Leucheria

Die Köpfchenböden von *Leucheria senecioides* sind schwach konvex. Die Oberfläche ist im Zentrum nackt, außen spreuschuppig. Die Blüten sind etwas eingesenkt. Das Köpfchen wird frühzeitig hohl (Abb. 15 f). Die Nervatur ist so, wie sie NISSEN (1907) bei anderen Compositen beobachtet hat: Von einem Anastomosenring zweigen die Bündel ab, die nach innen Blüten innervieren, nach außen Blüten und Spreublätter versorgen (Abb. 15 e). Die Nerven bilden ein Netz, das nicht sehr regelmäßig ist; nach innen zu wird es recht lückenhaft. Die Involucral- und Spreublätter werden durch 1-3 Bündel innerviert.

##### 4.3.2 Moscharia

Die Form des Köpfchenbodens im Längsschnitt ist konvex mit einem peripheren Ringwall (Abb. 15 b). Das Receptaculum ist spreuschuppig. Die Nervatur ist regelmäßig. Die Blüten werden durch konzentrische Bündel innerviert (Abb. 15 c), die aus dem Zusammentreten von zwei kollateralen Bündeln entstehen (NISSEN 1907).

In die äußeren Involucralblätter treten drei Nerven ein. Die Bündel, die die Randblüten innervieren, besitzen mehr Tracheiden, als die, die die Scheibenblüten versorgen.

##### 4.3.3 Polyachyrus

Das Köpfchen von *Polyachyrus annuus* ist sehr klein. Das schwach konvexe Receptaculum trägt nur ein steriles Spreublatt. Die Nervatur ist vom gleichen Typ wie bei *Moscharia*

und *Leucheria*, jedoch entsprechend den geringen Abmessungen noch weiter vereinfacht (Abb. 15 a). Die Einzelköpfchen sitzen auf einem verdickten Achsenende jeweils in der Achsel eines Tragblattes. Diese Köpfchenstandsachse ist kugelförmig bis eiförmig. Ihre Nervatur ist regelmäßig und im Prinzip genauso aufgebaut wie die von *Moscharia*- und *Leucheria*-Einzelköpfchen. Ein Bündel innerviert das Tragblatt jedes Einzelköpfchens; diese selbst werden von zwei verschmolzenen Leitbündeln versorgt. Das ganze bildet ein oben offenes Netz. Die Köpfchenstandsachse ist wollig behaart.

#### 4.4. Die Stellung der Organe im Köpfchen

Die Stellungsverhältnisse in den Köpfchen von *Moscharia* und *Leucheria senecioides*

Organe	<i>Moscharia pinnatifida</i>	<i>Moscharia solbrigii</i>	<i>Leucheria senecioides</i>
äußere Hochblatthülle	2/5	-	-
acht Randblüten und Tragblätter	3/8	3/8	3/8
Scheibenblüten und Tragblätter (wenn vorhanden)	13/34	nicht messbar	13/34

Die Köpfchen von *Polyachyrus annuus* sind so klein, daß die Stellung der Organe nicht mit einer Zahl beschrieben werden kann. Ähnliche gilt für die Köpfchenzentren der anderen untersuchten Arten. Generell muß darauf hingewiesen werden, daß die Winkelunterschiede der Stellungen sehr gering sind. Die Messmethode (auf die Projektion des mikroskopischen Bildes wurde eine Schablone der jeweiligen Stellungsverhältnisse gelegt) läßt jedoch eine Differenzierung, so wie sie in der obigen Tabelle zum Ausdruck kommt, zu.

## 5. DISKUSSION

### 5.1 Das Syncephalium

Innerhalb der Angiospermen stehen den echten Blüten blütenähnliche Bildungen gegenüber, die aus mehreren Blüten zusammengesetzt sind. Diese Scheinblüten können wiederum zu blütenähnlichen Verbänden zusammentreten. Ein besonderer Fall ist die Bildung von Köpfchen zweiter Ordnung (Syncephalium) mit einem Receptaculum zweiter Ordnung bei Compositen. Analog zum Involucrum des Einzelköpfchens kann sich schließlich auch noch eine Hochblatthülle um dieses Syncephalium bilden. GOOD (1956) nennt 46 Compositengattungen mit Syncephalium, CRISCI (1974 a) schätzt die Zahl der Gattungen mit Pseudocephalium (Pseudocephalium entspricht Syncephalium) auf 70.

Nur bei drei von zwölf Tribus der Asteroideae sind Köpfchen zweiter Ordnung nicht bekannt, es sind dies die Calenduleae, die Senecioneae und die Astereae. Besonders zahlreich sind die Köpfchenaggregate in der Tribus Inuleae. In der Unterfamilie Cichorioideae bzw. der Tribus Lactuceae fehlen Syncephalium ganz. Köpfchenaggregate höherer Ordnung kommen seltener vor. KUNZE (1969) nennt folgende Tribus: Vernonieae, Inuleae, Heliantheae, Cynareae, Helenieae und Mutisieae. Innerhalb eines Blütenköpfchens blühen die Blüten von außen nach innen auf (akropetale Aufblühfolge). In einem Gesamtblütenstand blüht zuerst das Terminalköpfchen auf, dann erblühen die anderen in basipetaler Folge. Echinops ist ein Beispiel für basipetale Aufblühfolge ohne erkennbare Endblüte, es gibt aber auch Syncephalium ohne Terminalköpfchen, die eine akropetale Aufblühfolge haben, z.B. *Polyachyrus* oder *Myriocephalus* (TROLL 1928). In hochorganisierten Syncephalium ist das Kriterium der Aufblühfolge also mit Vorsicht anzuwenden, wenn es darum geht, ein Einzelköpfchen von einem Syncephalium zu unterscheiden. Die Beobachtung der Köpfchenentwicklung kann dazu wertvolle Hinweise für die Aufklärung der Saniculoideeninfloreszenzen geben. Auch LEINS & GEMMEKE (1978) setzen bei ihrer Untersuchung an *Echinops* bei der Entwicklungsgeschichte an, können aber die Frage nicht endgültig beantworten, ob es sich bei der Kugel von *Echinops* um ein Syncephalium mit einblütigen Köpfchen handelt, oder ob sie vielmehr eine ursprüngliche Kopfinfloreszenz darstellt, in der die Einzelblüten noch Hochblätter haben.

Sodann müssen auch Stellungsverhältnisse beachtet werden, um ein Syncephalium von einem Einzelköpfchen zu unterscheiden. Das verwandtschaftliche Umfeld gibt oft wertvolle Anhaltspunkte, z.B. bei den Saniculoideen (FROEBE 1964) oder auch bei den von KUNZE (1969) untersuchten Compositen.

## 5.2 Die Infloreszenz von *Moscharia*

Anlaß für die vorliegende Untersuchung waren Beobachtungen an kultivierten Pflanzen der Gattungen *Moscharia*, *Leucheria* und *Polyachyrus*. Dabei fiel die große Ähnlichkeit der Köpfchen von *Leucheria* und *Moscharia* auf. Diese zunächst oberflächliche Feststellung widerspricht der Interpretation von CRISCI (1974 a), der das Köpfchen von *Moscharia* als Syncephalium auffaßt. *Leucheria* dagegen hat unbestritten Einzelköpfchen. Zweifel an dieser Deutung wurden von BURTT (1977) wegen der starken Ähnlichkeit des *Moscharia*-Köpfchens mit dem von *Leucheria* geäußert. Auch GRAU (mündl.) bezweifelt die Richtigkeit von CRISCIs Deutung unter Hinweis auf Übereinstimmungen in Habitus und Chromosomenzahl zwischen *Leucheria* und *Moscharia*.

Ausgehend von einem Vergleich mit *Polyachyrus* sagt CRISCI (1974 a): "..., each group of two flowers and their surrounding bract in the head of *Moscharia* is equivalent to a primary head in the pseudocephalium of *Polyachyrus*, the difference being that the bracts have been reduced from five to two. The central group of one or two flowers and their surrounding bracts correspond to a much reduced first-order head (these bracts probably are comparable with the accessory bracts of the capitulum of *Polyachyrus*)."

CRISCI zieht den zweiblütigen *Polyachyrus foliosus* Phil. (syn. *Polyachyrus carduoides* Phil., siehe RICARDI und WELDT 1974) zum Vergleich heran. Als Begründung für seine Deutung der Infloreszenz von *Moscharia* führt CRISCI die enge Beziehung der Gattungen *Nassauvia*, *Triptilion* und besonders *Polyachyrus* zu *Moscharia* an. Diese drei Gattungen haben nach CRISCI Pseudocephalien.

CRISCIs numerisch-taxonomische Studien weist *Polyachyrus* als die *Moscharia* nächstverwandte Gattung aus. Daraus schließt CRISCI (1974 b): "it is evident, that the reinterpretation of the floral head of *Moscharia* must be based on a comparison of the functional heads of these two genera". CRISCI (1974 a) vergleicht *Moscharia* nur mit *Polyachyrus*, weil es sich so aus seiner numerisch-taxonomischen Studie ergibt. Eine mögliche Beziehung *Moscharia* - *Leucheria* läßt er völlig unbeachtet, obwohl schon WEDDELL (1855) die Ähnlichkeit zwischen *Polyachyrus* und gewissen *Leucheria*-Arten auffiel. WEDDELL folgt jedoch dann CASSINI, der wegen der wenigblütigen Köpfchen und der Bildung von Pseudocephalien *Polyachyrus* zu *Nassauvia*, *Triptilion* und *Calopappus* stellt.

Untersuchungen von GRAU (1980) an der Testa-Epidermis in den Mutisieen haben gezeigt, daß *Nassauvia* und *Triptilion* einen völlig anderen Testa-Typ als *Moscharia* haben. Andererseits gehören *Polyachyrus*, *Leucheria* und *Moscharia* unter diesem Kriterium unbedingt in eine Gruppe.

Die hier diskutierten verwandtschaftlichen Beziehungen lassen demnach einen ausschließlichen Vergleich von *Moscharia* mit *Polyachyrus* nicht zu. Die Einordnung von *Moscharia* durch CRISCI (1974 b) ist auch eine Konsequenz seiner Annahme, daß *Moscharia* Syncephalien hat. Die Einteilung der Nassauviinae durch CRISCI (1974 b) basiert auf der numerisch-taxonomischen Verarbeitung von 90 Merkmalen. Davon werden 17 entscheidend durch seine Deutung der Blütenköpfchen beeinflußt (Merkmale 8-15, 26-31, 77-79). Unter der Voraussetzung, daß *Moscharia* Einzelköpfchen hat, würde die Gattung mit Sicherheit näher an *Leucheria* heranrücken.

Das sachliche Argument CRISCIS für ein *Moscharia*-Syncephalium ist der Bau des Köpfchens, insbesondere die Anordnung der Spreublätter und inneren Blüten. CRISCI erläutert zunächst den Aufbau des Köpfchens von *Polyachyrus*: "The primary capitula are small and have an involucre of five bracts, the outermost of which is larger than the others. It is keeled and has a fleshy hump on the dorsal surface. The keeled bracts envelop one of the two flowers as well as one of the other bracts; the other three bracts surround the second flower. The fifth bract (which also can be interpreted as a palea) is found between the two flowers, and, as mentioned above, is surrounded by the keeled bract". Jedes Einzelköpfchen steht in der Achsel eines Tragblattes, das CRISCI als "akzessorische Braktee" bezeichnet. CRISCI stellt nun diesem Einzelköpfchen das gegenüber, was er bei *Moscharia* für ein Einzelköpfchen hält, nämlich die Gruppen aus zwei Blättern und zwei Blüten, die an der Peripherie der Köpfchen oder nach CRISCI, Syncephalien von *Moscharia* stehen.

Probleme bereiten ihm bei dieser Gegenüberstellung die zentralen Blüten und Spreuschuppen von *Moscharia*. CRISCI spricht von 4-7 lanzettlichen Brakteen, die 1-2 (selten 1-5) Blüten umgeben. In dem hier untersuchten Material fanden sich folgende Kombinationen im zentralen Bereich:

Köpfchen-Nr.	<i>Moscharia pinnatifida</i>						<i>Moscharia solbrigii</i>			
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4
Anzahl der Brakteen	7	6	5	5	3	2	6	6	5	4
Anzahl der Blüten	3	3	5	3	2	3	1	0	0	0



Bei der Interpretation dieser Gruppierung als Einzelköpfchen deutet CRISCI die Spreublätter als Involucralblätter. Er meint, sie könnten den akzessorischen Brakteen von *Polyachyrus* entsprechen, den Tragblättern der Köpfchen. Es ist aber seltsam, daß die äußeren Köpfchen von *Moscharia* (nach seiner Interpretation) nicht diese Brakteen aufweisen sollen, während bei dem inneren Köpfchen das gesamte Involucrum weggefallen und nur noch die akzessorische Braktee erhalten geblieben wäre. Dabei taucht noch die Frage auf, wieso mehr als eine akzessorische Braktee für das zentrale Köpfchen existiert. Die Köpfchenmitte von *Moscharia* läßt sich unter Berücksichtigung der Anordnung ihrer Organe in jedem Fall als Mitte eines Einzelköpfchens interpretieren. In einem zweiblütigen *Polyachyrus* gibt es Involucralblätter, in deren Achsel keine Blüten stehen. Diese zentrale Gruppe von Spreublättern ohne Blüten entspricht den blütenlosen Brakteen im Köpfchen von *Moscharia*. Andererseits haben die untersuchten vierblütigen *Polyachyrus*-Pflanzen Einzelköpfchen, in denen man die vorhandenen inneren Blüten jeweils einem bestimmten Tragblatt zuordnen kann. Auch diesen Fall finden wir bei *Moscharia* wieder. Insgesamt drängt sich eine Übereinstimmung des *Moscharia*-Köpfchens mit dem *Polyachyrus*-Einzelköpfchen eher auf, als eine Identität des *Moscharia*-Köpfchens mit dem Syncephalium von *Polyachyrus*. Auch die Stellungsverhältnisse sprechen für eine Interpretation des *Moscharia*-Köpfchens als Einzelköpfchen. Die zwei Blüten, die nach CRISCI jeweils zu einem peripheren Einzelköpfchen gehören sollen, stellen keine Einheit im Sinne einer gekoppelten Stellung dar. Zwischen ihnen findet der Sprung von der 3/8- auf die 13/34-Stellung statt. Auch ein Längsschnitt zeigt keinen besonderen strukturellen Zusammenhang zwischen den beiden Blüten.

Die Aufblühfolge ist wie bei *Leucheria* zentripetal. Eine Bildung von Zweiergruppen ist dabei nicht zu beobachten. Einen weiteren Hinweis für die Interpretation des *Moscharia*-Köpfchens gibt seine Entwicklungsgeschichte. Abb. 15 d zeigt ein junges Stadium der Köpfchenentwicklung von *Moscharia pinnatifida*. Man sieht deutlich die bereits ausgegliederten Blütenprimordien mit den Primordien ihrer Tragblätter. Die Art der Anlegung zeigt auch deutlich den Zusammenhang zwischen den Blüten und ihren Tragblättern. Die Hochblätter sind schon recht groß. Die Primordien gliedern sich einzeln aus. Das Bild entspricht dem, das z.B. JARANOWSKI, LUCZKIEWICZ & MUSZYNSKI (1977) für die Entwicklung des *Helianthus annuus*-Köpfchens zeigen.

Es kommt also nicht erst zur Ausgliederung eines Höckers, aus dem sich dann zwei Blüten und zwei Blätter entwickeln, was man bei einem angenommenen Einzelköpfchen erwarten sollte. Fälle, in denen die Blüten einer Teilsynfloreszenz aus einer gemeinsamen Anlage hervorgehen, werden z.B. in der Arbeit von FROEBE (1964) über die Saniculoideae

(Abb. 18, 30) und bei KUNZE (1969) beschrieben.

Vergleichen wir die Köpfchen von *Moscharia* und *Leucheria*, so fällt der ähnliche Bau sogleich auf, die Köpfchen stimmen in ihrem Aspekt gut überein. An der Peripherie stehen jeweils acht Randblüten mit etwas verlängerter Unterlippe. Die Stellungsverhältnisse sind ebenfalls sehr ähnlich.

In der Gegenüberstellung von Merkmalen im Blüten- und Köpfchenbereich zeigt *Moscharia* keine Übereinstimmung mit *Polyachyrus annuus* und nur wenige Gemeinsamkeiten mit *Leucheria senecioides*. Auffallend ist dagegen die große Übereinstimmung zwischen *Polyachyrus annuus* und *Leucheria senecioides*.

Merkmale der untersuchten Arten	<i>Polyachyrus annuus</i>	<i>Moscharia</i>	<i>Leucheria senecioides</i>	
Zahl der Pappuskörper	20-30	+	-	+
Pappuskörper ca. 4 mm lang	+	-	-	+
Pappus von innen und außen im Köpfchen reduziert	+	-	-	+
einreihige Drüsenhaare im oberen Teil der Krone	-	+	-	-
Papillen in Feldern auf der Krone	+	-	-	-
Anteil des fertilen Abschnittes an der Länge der Anthere ca. 1/3	+	-	-	+
Antheropodium bleibt bis zur Anthese funktionsfähig	-	+	-	+
Griffel differenziert in zwei Typen (lang- und kurznarbig)	-	+	-	-
nur die randständigen Achänen entwickeln sind	-	+	-	-
lange Wollhaare auf den Involucralblättern	+	-	-	+
Involucralblätter biegen sich bei der Fruchtreife	+	-	-	+
Chromosomenzahl (2n)*	42	40	-	40

\* nach GRAU unpubliziert

Aus allem Gesagten folgt, daß das Köpfchen von *Moscharia* als Einzelköpfchen und nicht als Syncephalium angesehen werden muß. Welche taxonomischen Konsequenzen daraus zu ziehen sind, muß einer Durchsicht der gesamten Subtribus Nassauviinae vorbehalten bleiben.

Zusammenfassend ergibt sich nach dieser Untersuchung folgendes Bild:

1. Zwischen *Polyachyrus* und *Moscharia* gibt es wenig gemeinsame Merkmale im Blüten- und Köpfchenbereich.
2. Die Embryonalentwicklung des *Moscharia*-Köpfchens unterscheidet sich nicht von der eines einfachen Köpfchens.
3. *Moscharia* und *Leucheria* haben die gleiche Chromosomenzahl, *Polyachyrus* eine abweichend.
4. Unter Berücksichtigung aller untersuchten Merkmale ergibt sich, daß *Moscharia* nicht so eng mit *Polyachyrus* verwandt ist, wie bisher angenommen wurde.

#### Abstract

The two species of the genus *Moscharia* are compared with the genus *Leucheria* and the genus *Polyachyrus*. They belong all to the tribe Mutisieae of the Asteraceae. The florets and the heads of these species are examined morphologically and anatomically in detail. This investigation rejects the interpretation of the capitulum of *Moscharia* as a compound head. Among others the following reasons are to state.

1. Due to relations within the tribe it is not correct to compare *Moscharia* exclusively with *Polyachyrus*. In any case a comparison of *Leucheria* has to be included.
2. The development of the capitulum of *Moscharia* shows no difference to that of a simple capitulum.
3. The florets and heads of *Moscharia* and *Polyachyrus* reveal a lot of differences. Particular variations in the differentiation of the pappus and in the maturation of the fruit seem to be important at this point.

LITERATUR

- BENTHAM, G. & J. D. HOOKER, 1873: Genera Plantarum, Vol. II. London.
- BURTT, B. L., 1977: Aspects of Diversification in the capitulum. - In: HEYWOOD & HARBORNE: The Biology and Chemistry of the Compositae, Vol. I. - London.
- CABRERA, A. L., 1977: Mutisieae - systematic review. In: HEYWOOD & HARBORNE: The Biology and Chemistry of the Compositae, Vol. II. London.
- CASSINI, H., (1824/25), 1975: Cassini on Compositae, Coll. from the Dictionnaire des Sciences Nat., 3. Vols. Oriole - New York, arr.: KING, D. M. & H. W. DAWSON.
- CRISCI, J. V., 1974 a: Revision of the Genus Moscharia (Compositae: Mutisieae) and a reinterpretation of its inflorescence. - Contr. Gray Herb., Harvard Univ. 205: 163-173.
- 1974 b: A numerical-taxonomic study of the Subtribe Nassauviinae (Compositae, Mutisieae). - Journ. Arn. Arb. 55: 568-610.
- 1976: Revision del Genero Leucheria (Compositae: Mutisieae), Darwiniana 20: 9-126.
- 1980: Evolution in the Subtribe Nassauviinae (Compositae, Mutisieae), A Phylogenetic reconstruction. - Taxon 29: 213-224.
- DE CANDOLLE, A. P. 1838: Prodrromus systematis naturalis. Vol. V-VII, 1836-1838. Paris.
- FROEBE, H. A., 1964: Die Blütenstände der Saniculoideen (Umbelliferae). - Beitr. Biol. Pflanzen, 40: 325-388.
- GOOD, R., 1956: Features of Evolution in the Flowering Plants. Langmans, Green & Co. - London, New York, Toronto.
- GRAU, J., 1980: Die Testa der Mutisieae und ihre Systematische Bedeutung. - Mitt. Bot. München 16: 269-332.
- HOFFMANN, O., 1897: In: ENGLER, A. & K. PRANTL (ed.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil. IV, Abt. 5. - Leipzig.
- JARANOWSKI, J. K., LUCZKIEWICZ, R. & A. MUSZYNSKI, 1977: Inflorescence Organogenesis in Helianthus annuus flore pleno. - Phytomorphology 77: 8-12
- JOHNSTON, J. M., 1929: Flora of Norther Chile. - Contr. Gray Herb. 85: 134.
- KOCH, M. F., 1930: Studies in the Anatomy and Morphology of the Composite Flower I: The Corolla. - Amer. Journ. Bot. 17: 938-952.

- KUNZE, H., 1969: Vergleichend-morphologische Untersuchungen an komplexen Compositenblütenständen. - Beitr. Biol. Pflanzen 46: 97-154.
- LEINS, P. & V. GEMMEKE, 1978: Infloreszenz- und Blütenentwicklung bei der Kugeldistel (*Echinops exaltatus*, Asteraceae). - Pl. Syst. Evol. 132: 189-204.
- NISSEN, J., 1907: Untersuchungen über den Blütenboden der Kompositen. - Kiel.
- RICARDI, M. & E. WELDT, 1974: Revision del Genero *Polyachyrus* (Compositae) Gayana 26.
- TROLL, W., 1928: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Springer - Berlin.
- 1964: Die Infloreszenz. 1. Bd. Fischer- Stuttgart.
- WEDDELL, W. A. 1855/57: *Chloris Andina* 1. u. 2. Bd. - Paris.
- ZOHARY, M., 1950: Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. - Evolution IV, No. 2: 103-109.

Abb. 1:

- a: *Polyachyrus annuus*, äußere Blüte
- b: *Polyachyrus annuus*, eine der inneren Blüten
- c: *Polyachyrus annuus*, Pappus (Ausschnitt)
- d: *Leucheria senecioides*, Achäne und Pappus einer Randblüte
- e: *Leucheria senecioides*, Achäne und Pappus einer inneren Blüte
- f: *Moscharia pinnatifida*, Achäne und Pappus einer Randblüte
- g: *Moscharia pinnatifida*, Pappus (Ausschnitt)
- h: *Moscharia solbrigii*, Achäne und Pappus einer Randblüte
- i: *Moscharia solbrigii*, einzelne Pappuschuppe

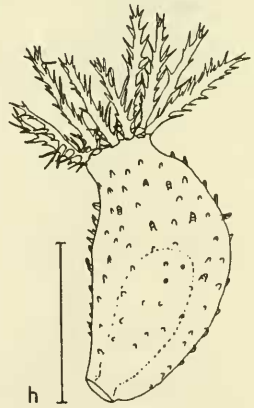
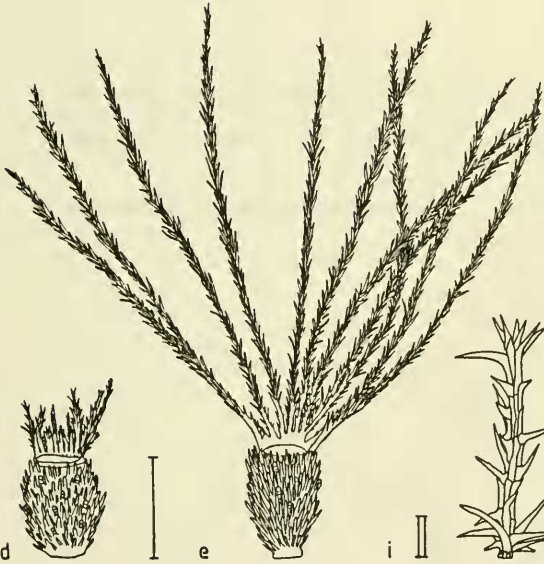
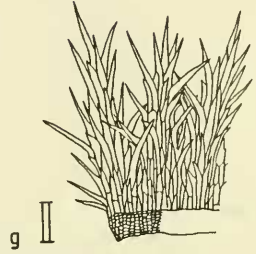
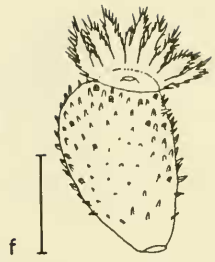
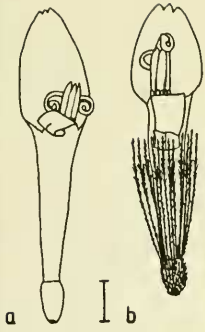


Abb. 2:

- a: *Leucheria senecioides*, Spaltöffnungen auf der äußeren Epidermis der Krone
- b: *Leucheria senecioides*, Haare auf der äußeren Epidermis der Krone
- c: Drüsenhaar
- d: *Moscharia pinnatifida*, Haarbesatz auf der Außenseite der Unterlippe



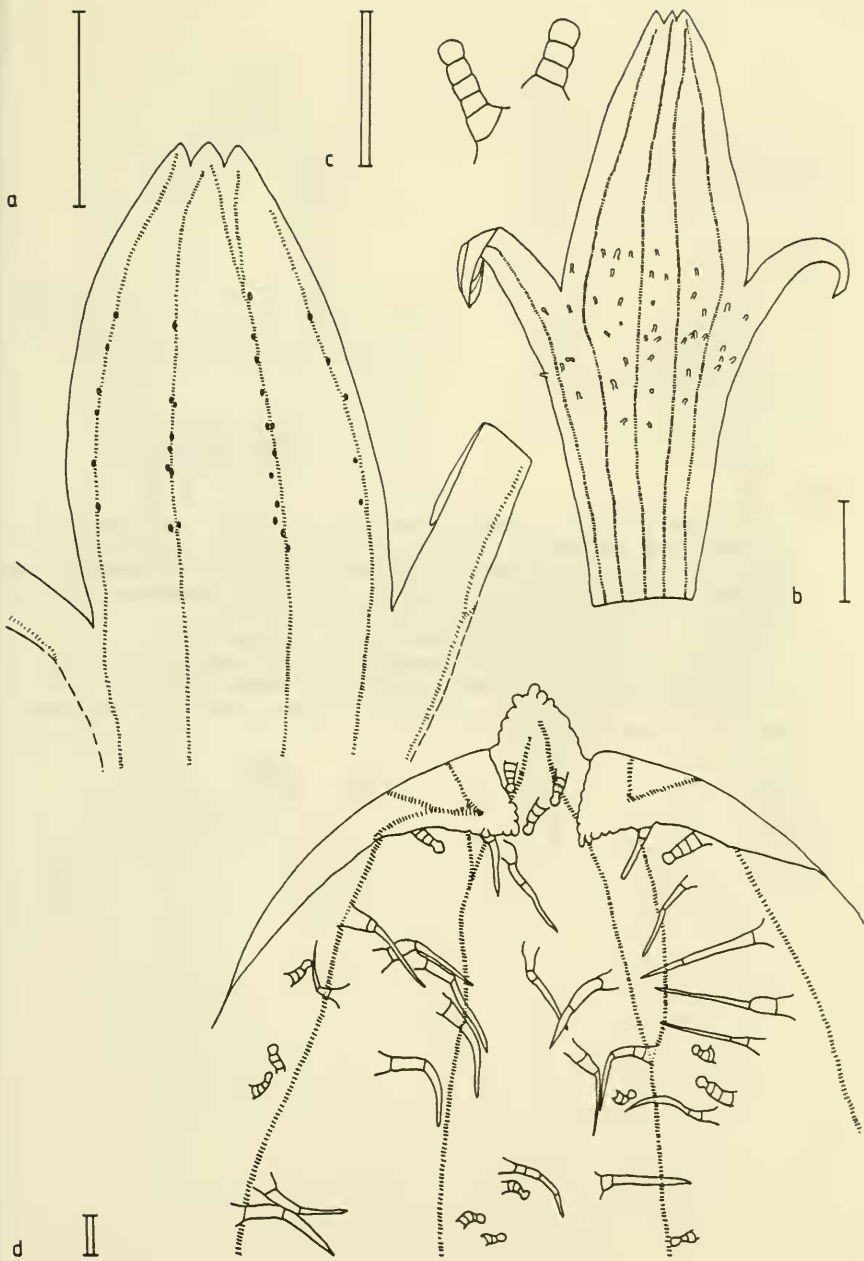


Abb. 3:

- a: *Polyachyrus annuus*, Aufteilung der Krone im röhri-  
gen unteren und laminaren oberen Abschnitt. Die Linie mar-  
kiert die Grenze zwischen den Abschnitten. Die punktierten  
Flächen sind Papillenfelder auf der Kroneninnenseite,  
darunter die Austritte der Filamente.
- b: *Polyachyrus annuus*, Papillenfeld im Längsschnitt
- c: *Polyachyrus annuus*, Papillenfeld in der Aufsicht
- d: *Moscharia solbrigii*, Zahnpapillen an deren Kronzipfeln
- e, f: *Leucheria senecioides*, Papillen im Einschnitt zwischen  
Ober- und Unterlippe

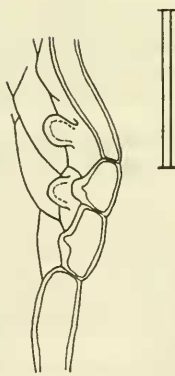
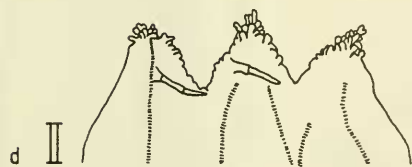
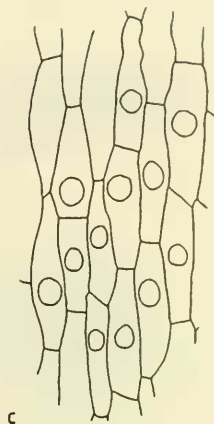
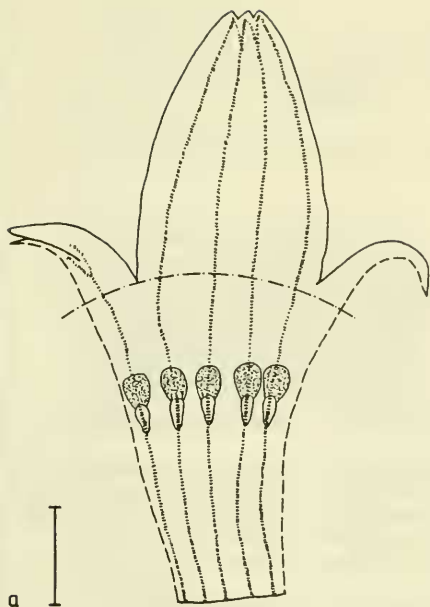


Abb. 4:

- a: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch den röhri-  
gen Teil der Krone
- b: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch die Oberlippe
- c: *Moscharia pinnatifida*, Querschnitt durch die Unterlippe
- d: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch die Unterlippe  
(Zellanschnitte sind dick berandet, Aufsichten dünn  
umrandet. Die Innenseite der Krone liegt in den Abbil-  
dungen oben)
- e: *Moscharia pinnatifida*, Aufbau der Kronenunterlippe  
(die äußere Epidermis liegt vorn).

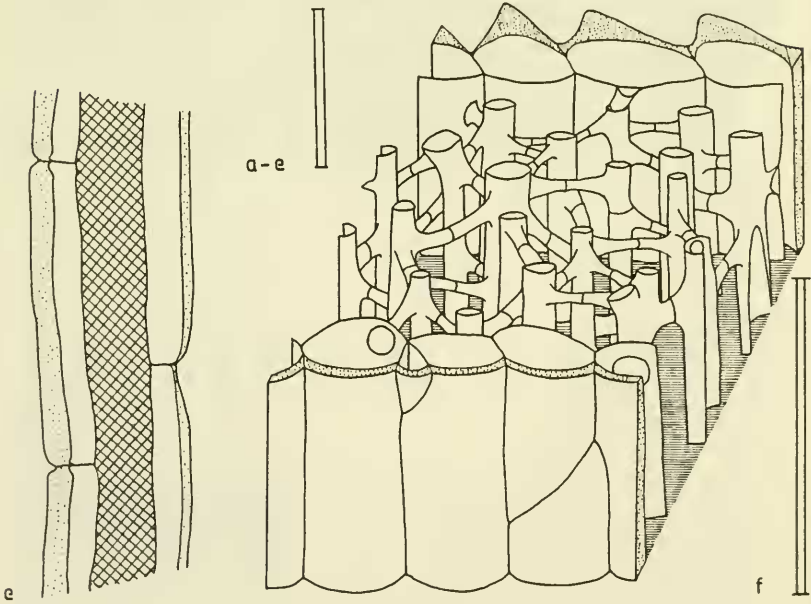
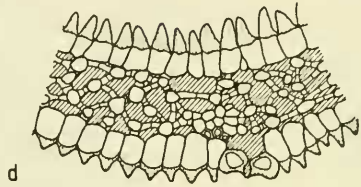
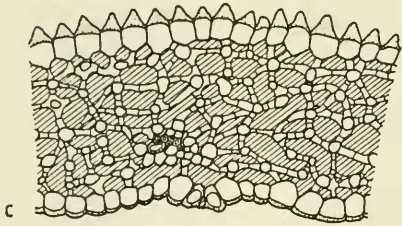
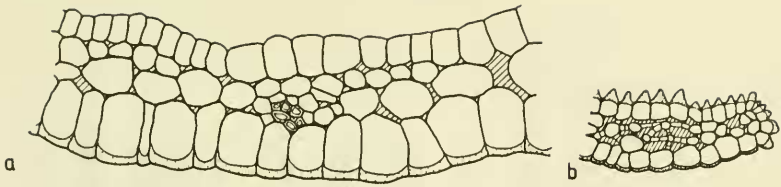
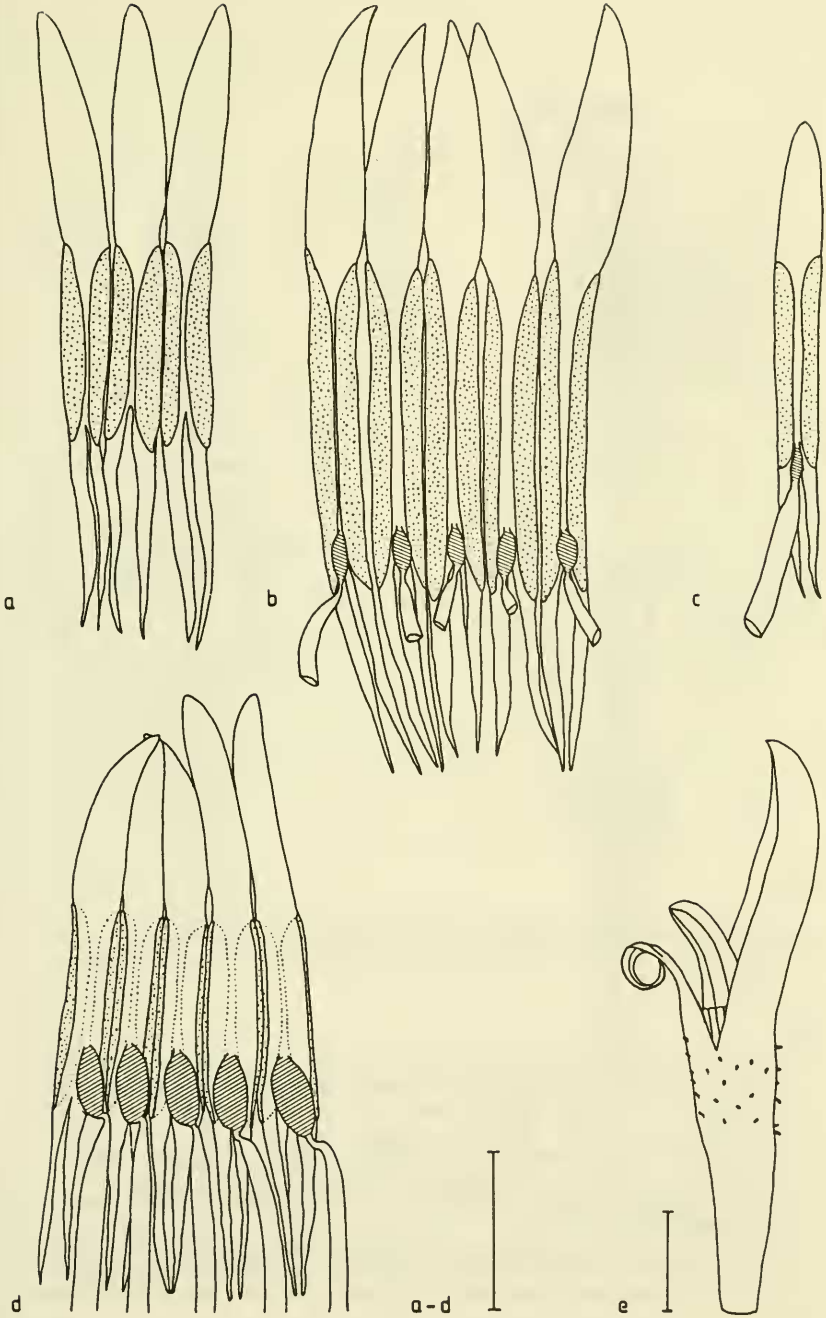


Abb. 5:

- a: *Polyachyrus annuus*, Antheren, Ventralansicht (Pollen-  
säcke punktiert)
- b: *Moscharia pinnatifida*, Antheren in Dorsalansicht  
(Antheropodien schraffiert)
- c: *Moscharia solbrigii*, Anthere in Dorsalansicht
- d: *Leucheria senecioides*, Antheren, Dorsalansicht
- e: *Leucheria senecioides*, Krümmung der Antherenröhre, seit-  
liche Ansicht



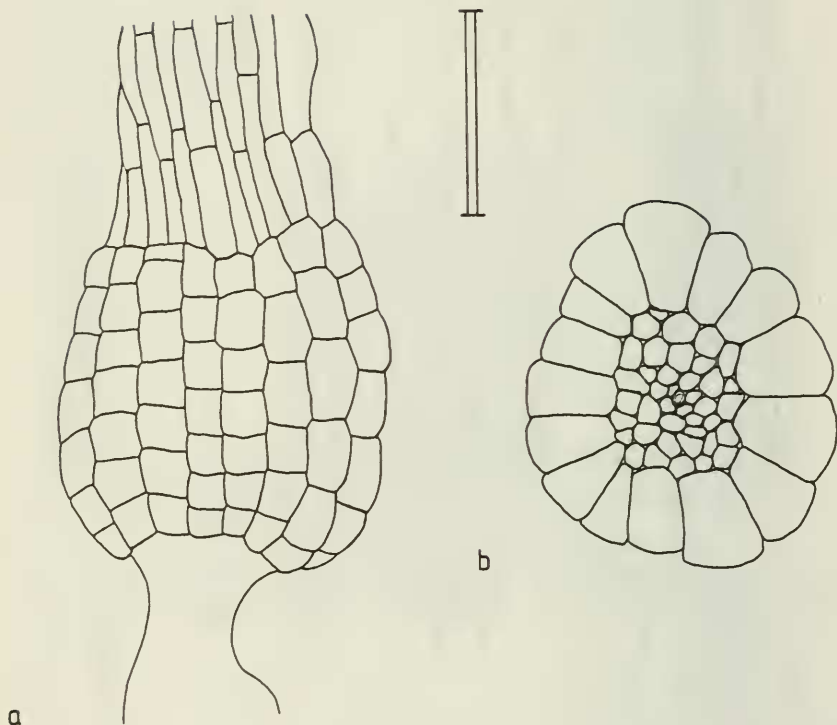


Abb. 6:

- a: *Moscharia pinnatifida*, Antheropodium (Aufsicht)
- b: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch das Antheropodium

Abb. 7:

- a: *Leucheria senecioides*, Lage der Staubblatteile vor der Anthese (Griffel punktiert, Antheropodien schraffiert)
- b: *Leucheria senecioides*, Lage der Staubblatteile nach der Anthese
- c: *Polyachyrus annuus*, Lage der Staubblatteile vor der Anthese
- d: *Polyachyrus annuus*, Lage der Staubblatteile nach der Anthese
- e: *Moscharia pinnatifida*, Längenveränderungen in der Blütenentwicklung (schraffiert: Bereich der freien Filamente incl. Antheropodien, unterbrochene Linie: Griffelspitze)



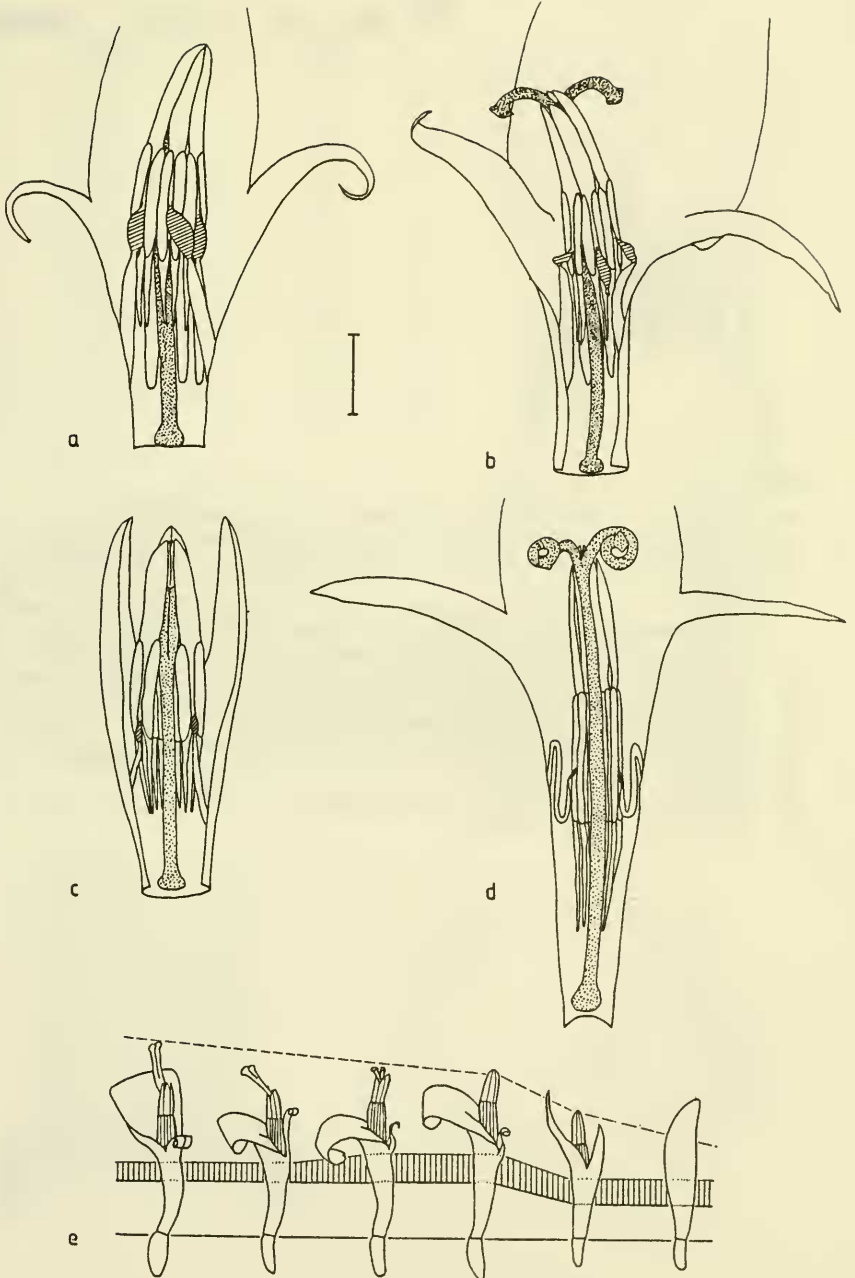


Abb. 8:

- a: *Moscharia pinnatifida*, Griffel einer Rundblüte
- b, c: *Moscharia pinnatifida*, Griffel von inneren Blüten
- d: *Polyachyrus annuus*, Längsschnitt durch eine geöffnete Blüte
- e: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch den Griffel im mittleren Bereich (verstärkte Epidermiszellwände und Pollenschlauchleitgewebe im Zentrum punktiert)
- f: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch den Griffelast im Bereich der Narbe (Zellwandverstärkungen der Epidermis und Pollenschlauchleitgewebe)
- g: *Leucheria senecioides*, Griffelbasis und Nektarium einer jungen Blüte
- h: *Moscharia pinnatifida*, Nektarium in Aufsicht, in der Mitte der Griffelkanal

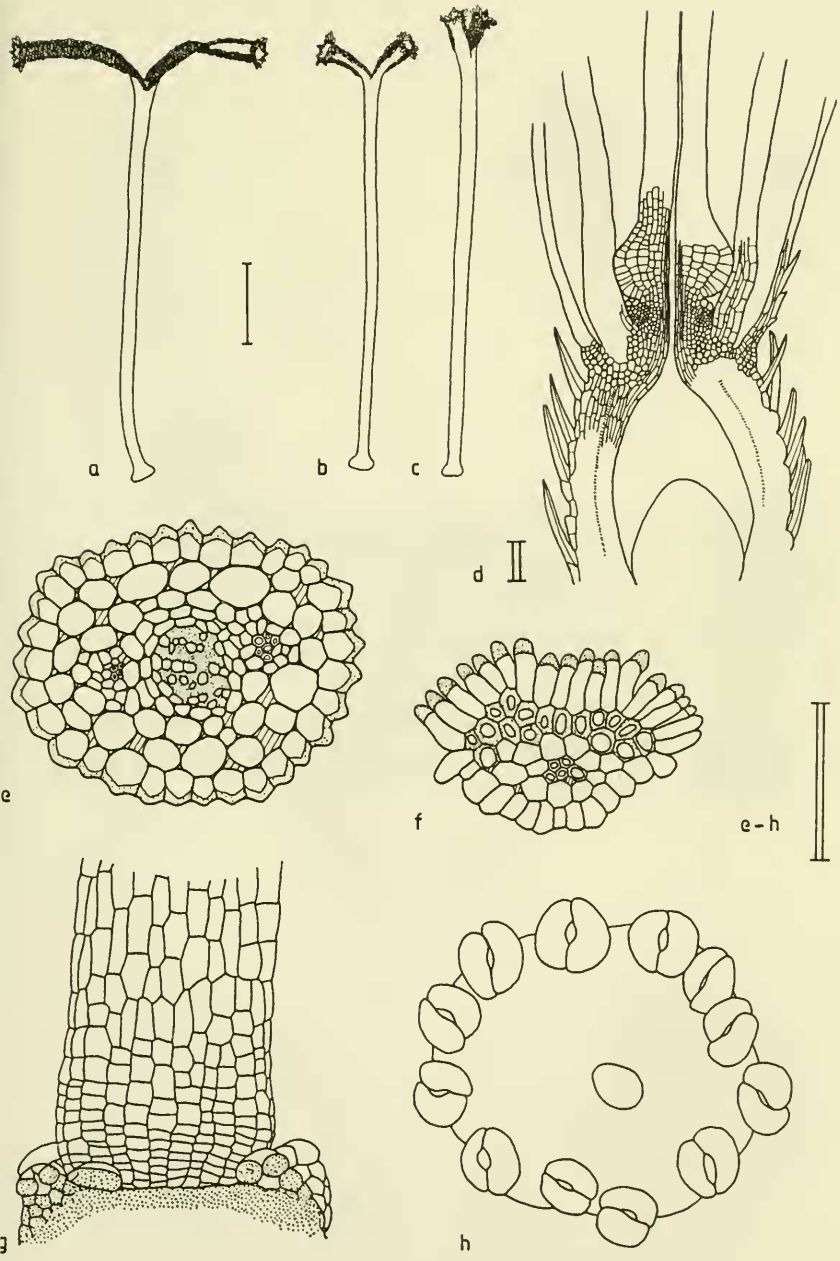


Abb. 9:

- a: *Moscharia solbrigii*, Achäne einer Randblüte
- b: *Moscharia solbrigii*, Achäne einer inneren Blüte
- c: *Moscharia pinnatifida*, Achäne einer Randblüte
- d: *Moscharia pinnatifida*, Achäne einer inneren Blüte
- e: *Leucheria senecioides*, Achäne
- f: *Polyachyrus annuus*, Achäne der äußeren Blüte
- g: *Polyachyrus annuus*, Achäne einer inneren Blüte
- h: *Leucheria senecioides*, zweizellreihiges Drüsenhaar
- i: *Leucheria senecioides*, Zwillingshaar
- j: *Leucheria senecioides*, Seitenansicht eines verblühten Köpfchens mit zurückgeschlagenen Involucralblättern
- k: *Moscharia pinnatifida*, fruchtreifes Köpfchen mit abgefallenen Hochblättern

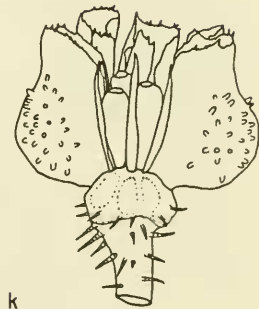
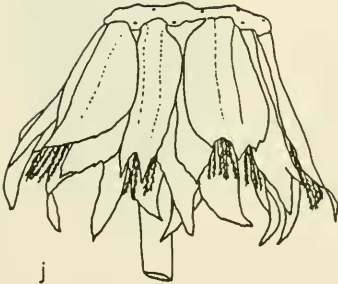
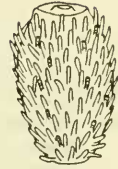
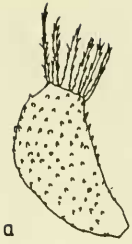
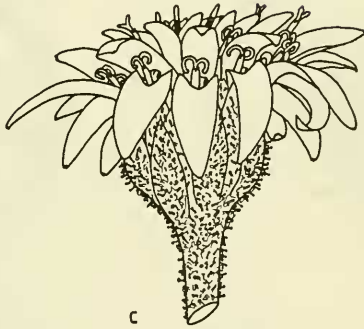
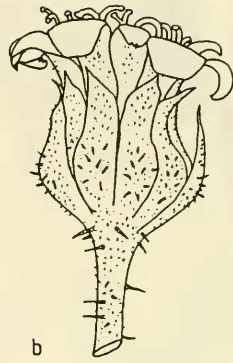
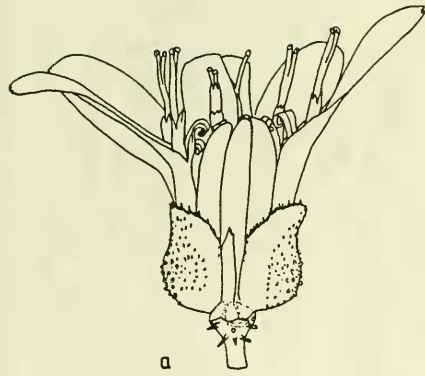
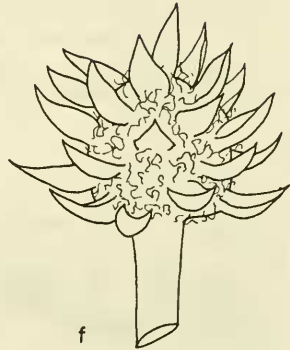


Abb. 10:

- a: *Moscharia pinnatifida*, Köpfchen (die Hochblätter und vorderen Involucralblätter mit Blüten und Spreublättern sind weggelassen)
- b: *Moscharia solbrigii*, Köpfchen
- c: *Leucheria senecioides*, Köpfchen
- d: *Polyachyrus annuus*, Köpfchenstand
- e: *Polyachyrus annuus*, oberes Einzelköpfchen
- f: *Polyachyrus annuus*, Pseudoreceptaculum mit den Tragblättern der Blüten



a-c, e, f I



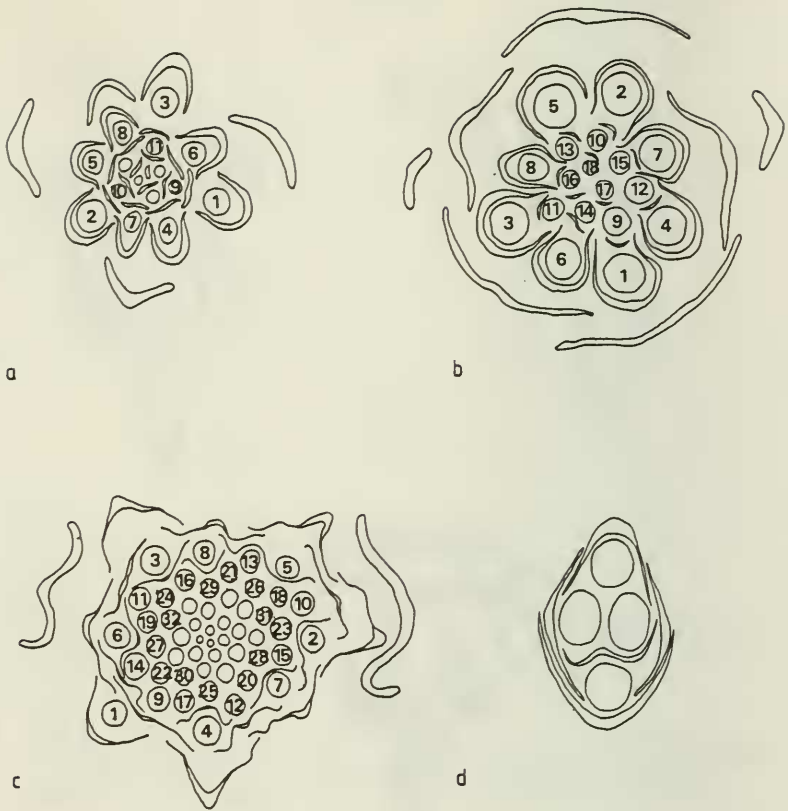


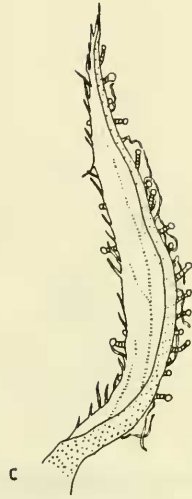
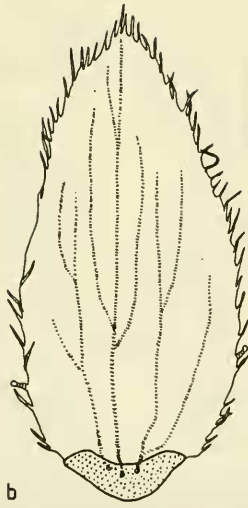
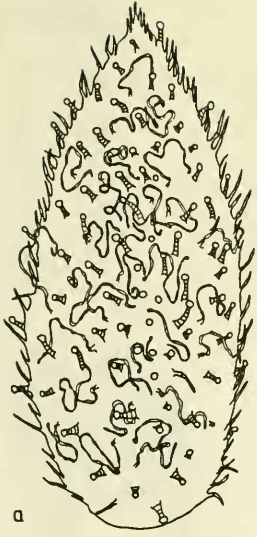
Abb. 11:

- a: *Moscharia solbrigii*, Querschnitt durch das Köpfchen
  - b: *Moscharia pinnatifida*, Querschnitt durch das Köpfchen
  - c: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch das Köpfchen
  - d: *Polyachyrus annuus*, Querschnitt durch das Köpfchen
- Zeichnungen nach Mikrotomschnitten, etwas vereinfacht.  
Die Abstammungssachse ist oben.

Abb. 12:

- a: *Leucheria senecioides*, äußeres Involucralblatt, Dorsalansicht
- b: *Leucheria senecioides*, äußeres Involucralblatt, Ventralansicht
- c: *Leucheria senecioides*, äußeres Involucralblatt, medianer Längsschnitt (Schnittfläche punktiert)
- d: *Leucheria senecioides*, inneres Involucralblatt bzw. Spreublatt dorsal
- e: *Leucheria senecioides*, Querschnitt durch ein Involucralblatt, Drüsenhaare





a - d I

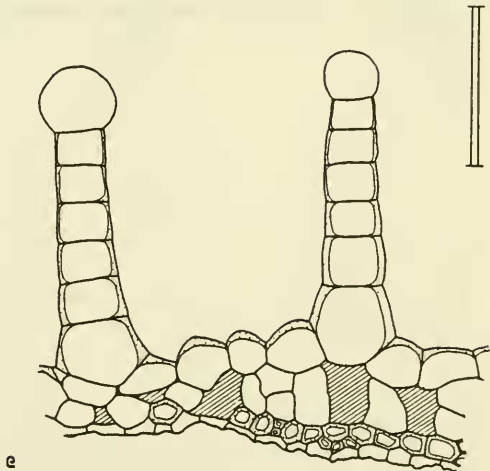
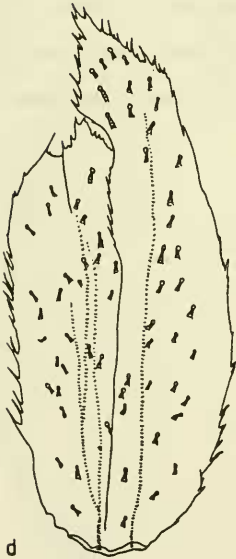
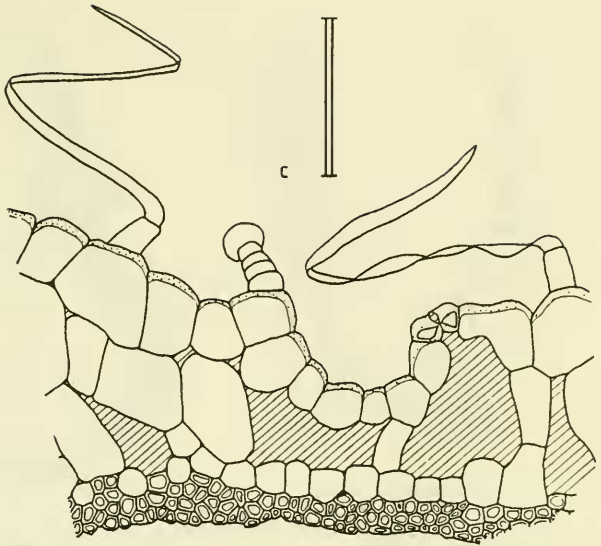


Abb. 13:

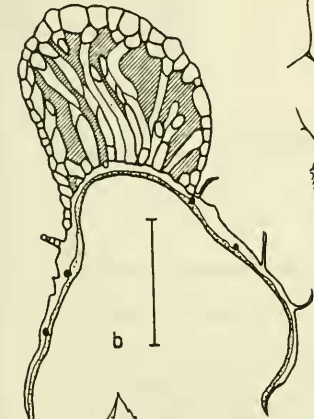
- a: *Polyachyrus annuus*, Seitenansicht eines äußeren Köpfchens
- b: *Polyachyrus annuus*, Querschnitt durch ein Involucralblatt mit dorsaler Auftreibung
- c: *Polyachyrus annuus*, Querschnitt durch ein Involucralblatt mit Drüsen- und Geißelhaaren
- d: *Polyachyrus annuus*, äußeres Involucralblatt, Längsschnitt, Ansicht der Ventralseite
- e: *Polyachyrus annuus*, äußeres Involucralblatt, seitliche Ansicht der Dorsalseite
- f: *Polyachyrus annuus*, steriles Spreublatt, Ventralansicht



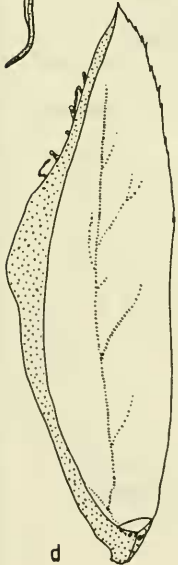
a I



c



b

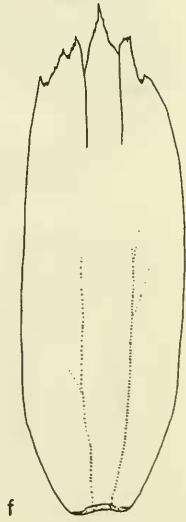


d



e

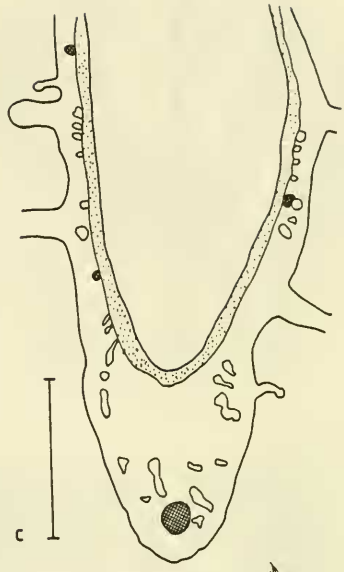
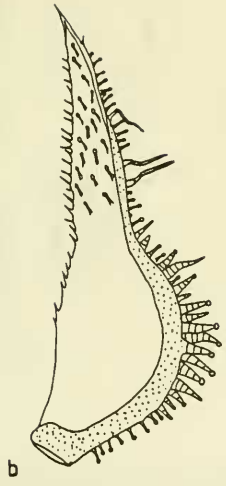
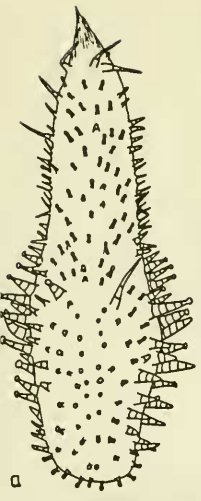
d-f I



f

Abb. 14:

- a: *Moscharia solbrigii*, äußeres Involucralblatt, Ventralansicht
- b: *Moscharia solbrigii*, äußeres Involucralblatt, Längsschnitt (Schnittfläche punktiert)
- c: *Moscharia solbrigii*, Querschnitt durch den Kiel eines äußeren Involucralblattes (punktiert: Sklerenchym, kreuzschraffiert: Nerven, umrandet: Interzellularen)
- d: *Moscharia pinnatifida*, Hochblatt, Ventralansicht
- e: *Moscharia pinnatifida*, äußeres Involucralblatt, Längsschnitt (Schnittfläche punktiert)
- f: *Moscharia pinnatifida*, äußeres Involucralblatt, Ventralansicht



a, b, d-f |

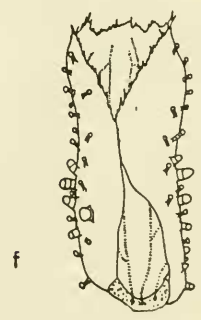
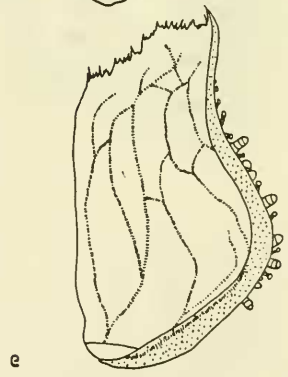
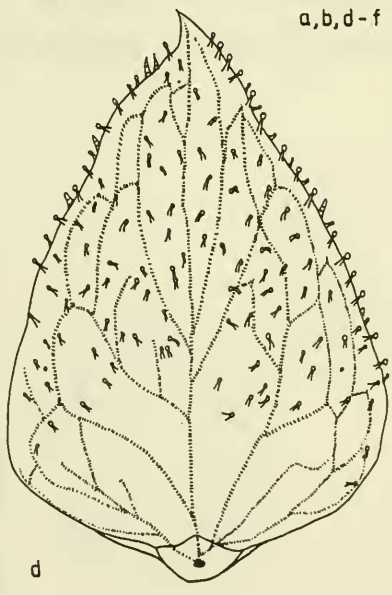
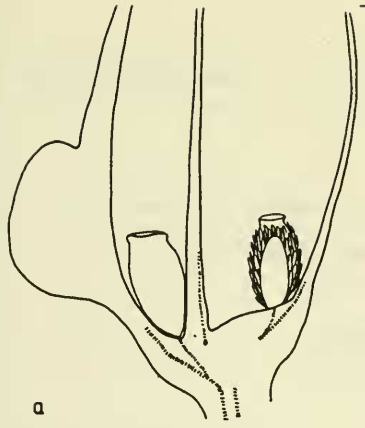
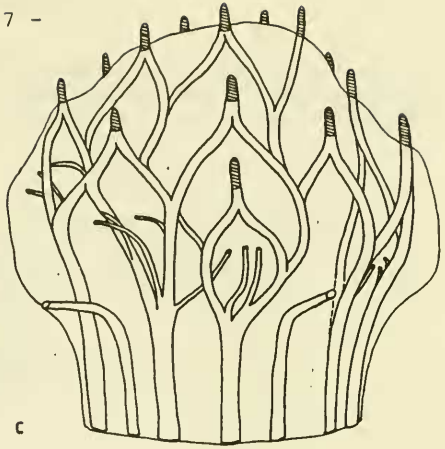


Abb. 15:

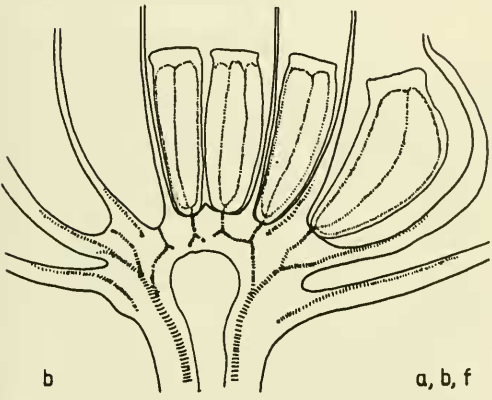
- a: *Polyachyrus annuus*, Längsschnitt durch das Köpfchen
- b: *Moscharia pinnatifida*, Längsschnitt durch das Köpfchen
- c: *Moscharia pinnatifida*, Nervatur des Köpfchens  
(Die Nerven in der hinteren Hälfte wurden nicht dargestellt)
- d: *Moscharia pinnatifida*, frühes Stadium der Köpfchenentwicklung
- e: *Leucheria senecioides*, Nervatur des Köpfchenbodens in der Aufsicht
- f: *Leucheria senecioides*, Längsschnitt durch das Köpfchen



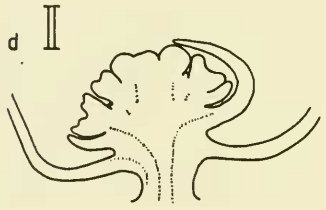
a



c

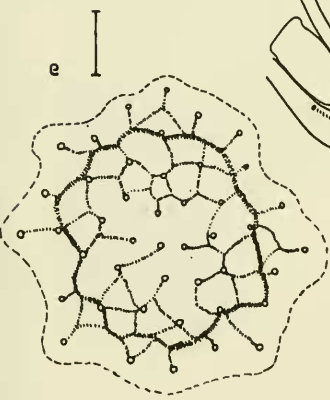


b

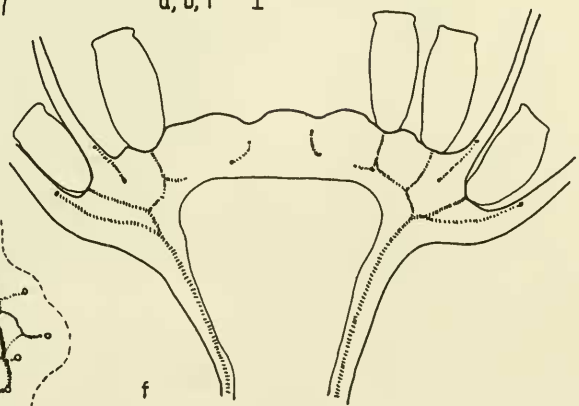


d II

a, b, f



e



f